

- ELBL, A.; RAHM, U.; MATHYS, G. (1966): Les mammifères et leurs tiques dans la Forêt de Ruggege (République Rwandaise). *Acta Tropica* **23**, 223–263.
- HAMILTON, A. C. (1982): *Environmental History of East Africa – a study of the Quaternary*. New York: Academic Press.
- HEIM DE BALSAC, H. (1968): Considérations préliminaires sur le peuplement des montagnes africaines par les Soricidae. *Biol. Gabon*, **4**, 299–323.
- HEIM DE BALSAC, H.; LAMOTTE, M. (1957): Evolution et phylogénie des soricidés africains 2. La lignée *Sylvisorex-Suncus-Crocidura*. *Mammalia* **21**, 15–49.
- HUTTERER, R. (1985): Anatomical adaptations of shrews. *Mammal Rev.* **15**, 43–55.
- (1986): Synopsis der Gattung *Paracrocidura* (Mammalia: Soricidae), mit Beschreibung einer neuen Art. *Bonn. zool. Beitr.* **37**, 73–90.
- JENKINS, P. D. (1984): Description of a new species of *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae) from Tanzania. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **47**, 65–76.
- MEESTER, J. (1977): Order Insectivora. In: *The mammals of Africa. An identification manual. Part. 1.* Ed. by MEESTER, J.; SETZER, H. W. Washington: Smithsonian Institution Press. 1–29.
- OSGOOD, W. H. (1936): New and imperfectly known small mammals from Africa. *Publ. Field Mus. nat. Hist. (Zool.)* **20**, 217–256.
- RAHM, U. (1972): Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des afrikanischen Regenwaldes. *Acta Tropica* **29**, 452–473.
- REPENNING, C. A. (1967): Subfamilies and Genera of the Soricidae. *Geol. Surv. Profess. Paper* 565. Washington: U. S. Governm. Printing Office.
- THOMAS, M. R. O. (1913): On African bats and shrews. *Ann. Mag. nat. Hist. (8)* **11**, 314–321.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Die Bedingungen für das Sehen des Weißwals, *Delphinapterus leucas* Pall., in Wasser und Luft

Von W. NEUHAUS

Aus dem Zoologischen Institut und Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 17. 2. 1986

Abstract

The conditions of vision of Delphinapterus leucas Pall. in water and air

The papilla of the nervus opticus (blind spot) in the eye of *Delphinapterus leucas* lies in the optic axis, therefore only divergent rays can be used for vision. Due to the very short focal distance the focal planes of the eye are located in front of the retina. The distance is greater in air than in water. Since the focal planes are perpendicular to the optical axis they intersect with the concave retina forming circles of focussed vision. These are in reality beltshaped areas because of the depth of focus. Only "quinting" *Delphinapterus* is able to focus the objects of attention i. e. the direction of vision must be tilted against the optical axis. These results are in agreement with observation that *Delphinapterus* is well sighted in water and air.

Einleitung

Schvermögen und Morphologie des Auges der Zahnwale im Widerspruch

Nach W. GEWALT (1970), einem der besten Kenner des Weißwals *Delphinapterus leucas*, ist es für diesen typisch, daß er im Delphinarium sehr oft den Kopf aus dem Wasser hebt und „neugierig“ umherblickt. Dabei vermag er „bestimmte Personen vor einer größeren Zuschauermenge zu erkennen“. Er kann demnach in Luft gut sehen. Das Schvermögen in

Wasser ist unbestritten, da dort sein Lebensraum ist. Ein einseitig erblindeter Delphin drehte sich immer so, wenn er den Kopf aus dem Wasser emporreckte, daß er die Objekte seiner Aufmerksamkeit erblicken konnte. Das entspricht der Beurteilung von P. M. MARSHALL (1983), der das Sehvermögen der Wale und Delphine allgemein als gut bezeichnet: „Sie können unter Wasser sehen, aber genau so gut in der Luft oder aus dem Wasser in die Luft.“

Demgegenüber führten morphologische und histologische Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß das Auge der Zahnwale auf das Sehen in Wasser abgestimmt, in Luft aber stark kurzsichtig ist, was mit dem großen Unterschied im Brechungsvermögen zwischen Luft (1,0) und Seewasser (1,338) zusammenhängt (Abb. 1, PÜTTER 1903; SLIJPER 1979; ROCHON-DUVIGNAUD 1972).

Keiner dieser widersprüchlichen Befunde kann als falsch bezeichnet werden. Deswegen muß es etwas bisher nicht Beachtetes geben, das den Widerspruch aufhebt. Die möglichst genaue Verfolgung des Lichtweges im Auge verspricht hierbei Erfolg.

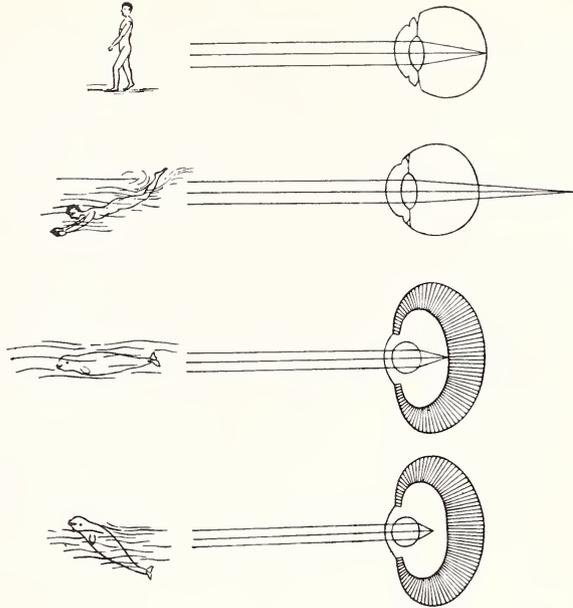


Abb. 1. Strahlengang im Auge des Menschen und des Weißwals in Luft und Wasser nach SLIJPER 1979)

Die Sehfähigkeit des Menschen im Wasser im Vergleich zum Medium Luft

Beim normal sehenden Menschen sinkt in der Hornhaut die Brechkraft von 48,83 auf 4,93 Dioptrien, wenn er in Seewasser taucht (s. Tab.). Als Brechkraft eines abbildenden optischen Systems gilt allgemein das Verhältnis des hinteren Brechungsindex zu der in m gemessenen Brennweite. Die Akkommodation der Linse bis etwa +10 Dioptrien kann die Fehlsichtigkeit nicht ausgleichen (Abb. 1). Deren Ausmaß wird durch den Hinweis auf die

Tabelle

Brechungsindex:	Seewasser $n_1 = 1,338$ Hornhaut $n_2 = 1,376$ Luft $n'_1 = 1,0$
Hintere Brennweite $f' = \frac{n_2 r}{n_2 - n_1}$:	Seewasser $f' = 0,278$ m Luft $f' = 0,028$ m
Dioptrienzahl $D = \frac{n_2}{f'}$:	Seewasser $D = 4,93$ Luft $D = 48,83$
Radius der äußeren Hornhautkrümmung:	$r = 0,0077$ m

Brechkraft des Gesamtauges in Luft von 59–70 Dioptrien besonders deutlich. Von Sehen im üblichen Sinne kann unter diesen Umständen nicht gesprochen werden, doch ist die optische Information nicht aufgehoben, wie das erfolgreiche Tauchen nach kleinen, zum Untergrund kontrastierenden Gegenständen, z. B. Münzen, zeigt. Eine Tauchermaske hebt bekanntlich die Fehlsichtigkeit auf. Da das Auge des Weißwals anders als das des Menschen aufgebaut ist, sind bei ihm auch ganz andere funktionale Verhältnisse zu erwarten.

Material und Methode

Die Anatomie des Weißwalauges

Der Untersuchung des Weißwalauges wird eine Zeichnung von PILLERI (1963) zugrunde gelegt (Abb. 2). Sie stimmt in den wesentlichen Einzelheiten überein mit einer Zeichnung von PÜTTER (1903) und einer Schnittphotographie des Delphinauges von ROCHON-DAVIGNAUD (1972). Es handelt sich um Horizontalschnitte, auf denen die Papille, die Einmündung des Sehnervs ins Auge, breit getroffen ist. Aus Einzelheiten und den von PILLERI mitgeteilten, abgerundeten Maßen, geht hervor, daß Medianschnitte dargestellt sind. Demnach geht die optische Achse durch die Sehnerveneinmündung. Die Messungen an der Augenzeichnung werden allein verwendet, da sie voll zueinander passen und erheblich mehr Werte verfügbar sind als die wenigen Zahlen von PILLERI. In Kauf zu nehmen sind kleine Ungenauigkeiten, da den mikroskopischen Befunden keine Lebendmaße, sondern durch die histologische Fixierung etwas geschrumpfte Objekte zugrunde liegen. Demnach kann nur ein Modell aufgebaut werden, das jedoch die charakteristischen Eigenschaften des natürlichen Objekts, des Auges beim lebenden Weißwal, klar erkennen läßt.

Das Auge des Weißwals hat nach G. PILLERI (1963) folgende charakteristische, für das Sehen wichtige Kennzeichen (Abb. 2):

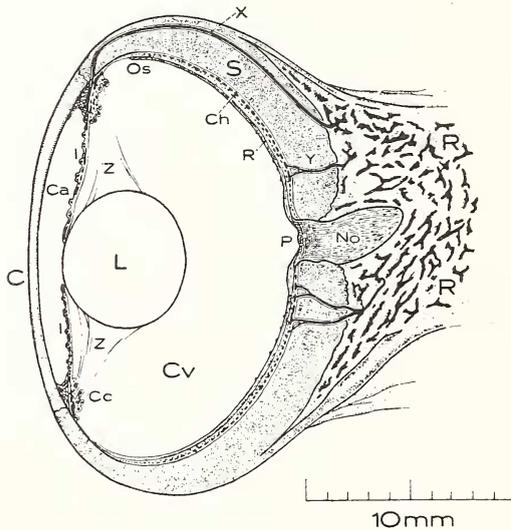


Abb. 2. Horizontalschnitt durch das Auge von *Delphinapterus leucas*. C = Cornea; Ca = Camera anterior; Cc = Corpus ciliare; Ch = Choroida; Cv = Corpus vitreum; I = Iris; L = Lens; No = Nervus opticus; P = Papilla nervi optici; R = Retina. (Nach PILLERI 1963)

1. Der Augenbulbus ist ein wenig queroval (1,1 : 1,0), was die Funktion kaum beeinflusst. Dagegen ist die Kürze der Längsachse (längs/quer = 0,76/1) zusammen mit weiteren Merkmalen für die Schärfe wichtig.
2. Die Cornea ist verhältnismäßig flach, eine Eigentümlichkeit, die der Weißwal mit vielen Wassersäugetern teilt. Früher hat man dies als Folge des ständigen Wasserdrucks angesehen. Der Unterschied gegenüber dem Menschen mit starker Brechkraft der Cornea ist, wie unten gezeigt wird, bedeutsam.

3. Die Iris umschließt eine nierenförmige, quer (horizontal) gestellte Pupille. Bei ihrer Verengung dürften vorwiegend horizontale Lichtbündel durchgelassen werden.
4. Die Linse ist kugelig und liegt in kurzem Abstand hinter der Cornea. Sie ist an kräftigen Zonulafasern aufgehängt. In Kompensation der schwachen Brechkraft der Cornea zeigt die Kugelform der Linse starke Brechkraft an.
5. Der Ciliarmuskel besteht aus vereinzelt winzigen Paketen glatter Muskelzellen (PILLERI), die für eine effektive Akkommodation der Linse untauglich sind.
6. Die Retina liegt ziemlich kurz hinter der Linse, woraus sich eine kurze Brennweite des ganzen abbildenden Systems ergibt. Im Vergleich zum Menschen und den meisten Säugetieren ist das Gewölbe der Retina verhältnismäßig flach, was auch auf die systematisch verwandten Arten des Weißwals zutrifft. Der Sehnerv durchsetzt die äußeren Schichten des Augenbulbus im Bereich der optischen Achse, wo die Retina nicht ausgebildet ist. Hier zeigt das Gewölbe eine Grube und daran anschließend eine ringförmige Verdickung der sich radiär ausbreitenden Sehnervenfasern. Diese Region, der blinde Fleck, nimmt die Mitte des Sehfeldes ein. Eine Area oder Fovea centralis, wie sie beim Menschen und höheren Säugetieren als Stelle deutlichsten Sehens entwickelt ist, oder ein anderer dem entsprechender Teil der Retina ist nicht vorhanden, was PILLERI aufgrund der histologischen Untersuchung des ganzen Auges besonders betont. Als Sehelemente konnte er Stäbchen und Zapfen feststellen.

Berechnung der Brechkräfte des Auges in Wasser und Luft

Folgende Werte wurden gemessen oder übernommen:

Krümmungsradius

Cornea außen	$r = 0,03 \text{ m}$	innen $r = 0,0295 \text{ m}$
Linse außen	$r = 0,0029 \text{ m}$	innen $r = 0,0038 \text{ m}$

Strecken

Corneavorderfläche – Linsenvorderfläche	0,0016 m
Dicke der Cornea in der Mitte	0,00048 m
Dicke der Linse	0,0059 m
Hinterfläche der Linse – Retina	0,00467 m
Durchmesser der Papille des Sehnerven	0,003 m
Tiefe der Sehnervengrube (Exkavation)	0,0007 m

Brechungsindex

Luft $n = 1,0$, Süßwasser $n = 1,333$, Seewasser $n = 1,338$,

Cornea $n = 1,377$, Vordere Augenkammer $n = 1,336$, Linse (total) $n = 1,60$, Glaskörper $n = 1,336$

Die Werte für Cornea, Augenkammer und Glaskörper entsprechen denen des Menschen und dürften nur unwesentlich davon abweichen. Der Wert für die Linse liegt in der Mitte zwischen den von MATTHIESSEN (1886) für Cetaceen ermittelten Zahlen 1,57–1,63.

Nachstehende Formeln der geometrischen Optik wurden benutzt (MATOSSI 1966):

$$\text{Brennweite: vorn } f = \frac{n_1 n_2 r_1 r_2}{N}; \quad \text{hinten } f' = - \frac{n_2 n_3 r_1 r_2}{N}$$

$$\text{Hauptpunkte: vorn } h = \frac{n_1 r_1 r (n_3 - n_2) d}{N}; \quad \text{hinten } h' = \frac{n_3 r_2 (n_2 - n_1) d}{N}$$

$$N = (n_2 - n_1) (n_3 - n_2) d - n_2 r (n_3 - n_2) - n_2 r_2 (n_2 - n_1)$$

n_1 : Medium vor der Linse, n_2 : Brechungsindex der Linse

n_3 : Medium hinter der Linse, d : Dicke der Linse

h und h' sind die Strecken von der Vorder-, bzw. Hinterfläche der Linse in diese hinein.

$$\frac{f}{g} + \frac{f'}{b} = 1, \text{ g: Gegenstandsweite, b: Bildweite}$$

Setzt man die Bildweiten der Cornea in die Formel für die Linse ein, so erhält man die Bildweiten für das Gesamtsystem.

Die Formeln geben nur für achsennahe Strahlen genaue Werte. Die hier auftretenden größeren Divergenzen beeinflussen jedoch die Ergebnisse nicht.

Allen Berechnungen für das Sehen im Wasser liegt der Brechungsindex für Seewasser $n = 1,338$ zugrunde. Der Unterschied gegenüber Süßwasser mit $n = 1,333$ ist gering und wirkt sich in den Ergebnissen nur verschwindend wenig aus. Deswegen wird im folgenden allein von Wasser gesprochen.

Ergebnisse und Diskussion

Fällt Licht aus Wasser in die Cornea des Weißwalauges, so wird eine Brechkraft von nur 1,27 Dioptrien erreicht, weil die beiden Brechungsindices sich wenig um 0,041 unterscheiden. Im Außenmedium Luft sind es dagegen 12,53 Dioptrien. Die Differenz von 11,26 Dioptrien beträgt nur etwa $\frac{1}{3}$ im Vergleich zum Menschen. Sie müßte trotzdem eine beträchtliche Fehlsichtigkeit in Luft bewirken, zumal dem Weißwal die Akkommodation fehlt, wenn die hinteren Augenteile nicht ausgleichen würden.

Die Cornea als ganze ist in Wasser eine schwache Zerstreuungslinse, in Luft eine Sammellinse; die Brennweite ist $f' = -15,1$ m, bzw. $f' = +0,119$ m. Die Linse hat die sehr kurze Brennweite von $f' = 0,00794 = f$; vordere und hintere Brennweite stimmen überein. Die Brennweite des ganzen abbildenden Systems beträgt im Wasser $f' = 0,00794$ m. Das ist auch der Wert für die Linse allein. Die Cornea trägt hier also verschwindend wenig zur Brechkraft bei. Anders verhält es sich in Luft, wo die Brennweite $f' = 0,00742$ m ist.

Beide Werte gelten für weit entfernte Gegenstände. Bis zur Verkürzung dieser Strecke auf 2 m verlängert sich die Bildweite im Wasser auf 0,00797 m und in die Luft auf 0,00745 m um 0,00003 m (30 μm) bzw. 0,00004 m. Es herrscht also eine sehr gute Schärfentiefe, wie sie von kurzbrennweitigen Photoobjektiven ja allgemein bekannt ist. Für die weitere Betrachtung reicht daher die Verwendung der Brennweiten aus.

Die Wölbung der Retina hat einen Radius von $r_2 = 0,0113$ m. Denkt man sich die Sehnervengrube geglättet, so beträgt auf der optischen Achse die Entfernung Retina – hinterer Hauptpunkt h' der Linse $r_1 = 0,0082$ m. Da h' der Bezugspunkt für die Bildweiten ist, erhält man aus r_1 und dem Durchmesser 0,003 des blinden Flecks den von diesem überdeckten Winkel. Er beträgt $20,7^\circ$

$$(\text{tg} \alpha/2 = \frac{0,003/2}{0,0082} = 0,1829, \alpha/2 = 10,36^\circ)$$

beim Sehen in Wasser, während er in Luft etwas größer wird ($22,4^\circ$).

Beziehung zwischen der Bildweite und der Wölbung der Retina

Die Bildebenen stehen senkrecht auf der optischen Achse. Sie schneiden die Retinawölbung je in einem Kreis, bzw. zwei Punkten bei zeichnerischer Darstellung in einer Ebene (Abb. 3). Nur schräg in das Auge fallende Strahlen können diese Gebiete, wo Bildschärfe und Retina zusammentreffen, erreichen. Sie bilden mit der optischen Achse bestimmte Divergenzwinkel, die sich aus den oben angeführten Größen $r_2 = 0,0113$ m, $r_1 = 0,0082$ m und den Brennweiten $f' = 0,00794$ m bzw. $f' = 0,00742$ m ergeben.

$$\beta = \text{arc tg} \left[\frac{r_2 \cdot \sin \left(\text{arc cos} \frac{r_2 r_1 + f'}{r_2} \right)}{f'} \right]$$

Für Wasser beträgt dieser $\beta = 16,9^\circ$, für Luft $28,9^\circ$. Die Fovea centralis des Menschen divergiert übrigens ebenfalls mit der optischen Achse, und zwar um $4-7^\circ$. Wegen der großen Schärfentiefe sind die Bereiche keine Linien, sondern breite Gürtel. Man kann hier mit den Zonen zwischen Breitengraden auf der Erde vergleichen. Der blinde Fleck

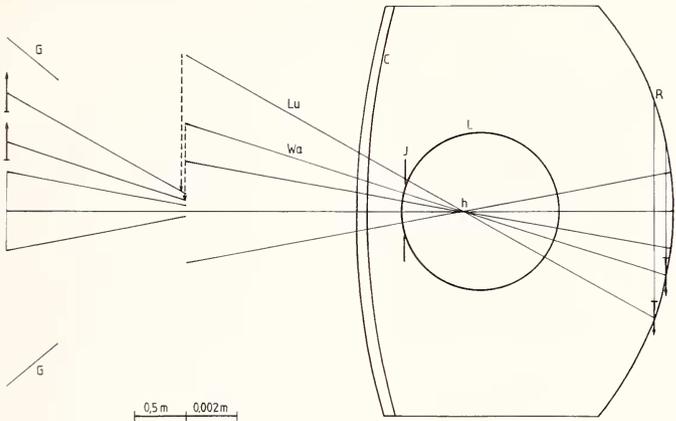


Abb. 3. Schema der Optik des Auges von *Delphinapterus leucas*. C = Cornea; L = Linse; R = Retina; I = Iris; h, h' = Hauptpunkte der Linse; P = Gebiet der Papille, blinder Fleck, linker Teil auf 1:25 verkleinert, rechts 10:1 vergrößert; wa = Verlauf eines Hauptstrahles im Medium Wasser; Lu = in Luft, Entfernung der Gegenstandsebene 2,0 m; G = Grenze des Sehfeldes unter einem Winkel von 80°

umschließt das Polargebiet. Daran schließt sich die Zone für das Sehen in Wasser und noch weiter äquatorial die Zone für das Sehen in Luft an.

Die eingangs erwähnte Kurzsichtigkeit in der Luft infolge Verkürzung der Brennweite führt also nicht zur Fehlsicht, sondern allein zu einer Verlagerung des scharfen Retinabildes in eine andere Zone im Vergleich zum Wasser. Damit verschwindet auch der Widerspruch zwischen Verhalten und Morphologie.

Manche Strahlen können wegen der Divergenz durch die Iris abgeblendet werden, was zu einer Abschwächung der Bildhelligkeit führen kann, aber nicht zu völliger Ausblendung des betreffenden Gegenstandsteiles. Da die Pupille quer gestellt ist, gilt dies in erster Linie für Strahlen aus dorsaler und ventraler Richtung, nicht aber für horizontal einfallende.

Entsprechend den Verhältnissen auf der Retina ist der Gegenstandsbereich aufgeteilt (Abb. 4). In der Mitte liegt der für die Wahrnehmung leere Kreis, der sich aus der Projektion des blinden Flecks nach außen ergibt. Daran schließt sich die Kreiszone für scharfe Sicht im Wasser und noch weiter außen diejenige für das Medium Luft an. Außerhalb der beiden Zonen wird mit wachsendem Abstand von ihnen zunehmend unschärfer gesehen. Interessierende Objekte müssen vom Weißwal durch Augen- und Körperbewegungen schielend anvisiert werden, wobei deren anfängliche Unschärfe Orientierungshilfe bietet.

Die Divergenzwinkel bringen es mit sich, daß trotz der seitlichen Stellung der Augen z. B. nach vorn in Bewegungsrichtung, scharf gesehen werden kann, wobei die quer gestellte Pupille Bedeutung hat. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die neuronale Verschaltung in der zugehörigen Region der Retina Besonderheiten aufweist, da die Sicht nach vorn zweifellos für die optische Orientierung wichtiger ist als die nach hinten.

Die Überlegungen und Rechnungen haben zu einem, wie ich meine, verblüffend einfachen Ergebnis geführt, das man sich auch unmittelbar gut klar machen kann. Ohne Berechnung bliebe aber vieles hypothetisch.

Da die Meßwerte der Zeichnung von PILLERI und die Brechungsindizes dem Naturobjekt nicht entnommen werden konnten, aber ziemlich sicher der Realität nahe kommen, muß den einzelnen Berechnungsergebnissen ein Spielraum eingeräumt werden. Dieser geht aber nicht so weit, daß das Prinzip der Lösung falsch werden könnte. Folgende Tatsachen sind hier anzuführen:

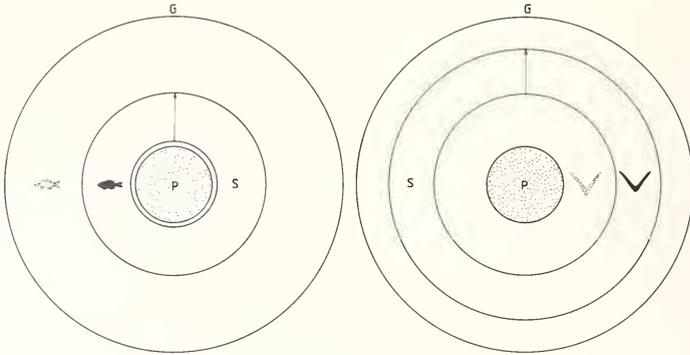


Abb. 4. Gesichtsfeld des Weißwalauges in 2,0 m Entfernung auf $\frac{1}{25}$ verkleinert; P = für das Sehen leeres Gebiet des blinden Flecks; S = Ring scharfer Sicht, links im Wasser, rechts in Luft, G = Grenze des Sehfeldes unter einem Winkel von 80°

1. Nur schräg auf das Auge treffende Strahlen können wegen des ausgedehnten blinden Flecks im Bereich der optischen Achse zum Sehen genutzt werden.
2. Die Bildweiten auf der optischen Achse müssen kürzer als die Entfernung zum blinden Fleck (Retina) sein, denn nur so können aus geometrischen Gründen die zugehörigen Bildebenen die gewölbte Retina schneiden und Zonen scharfen Sehens auftreten.
3. Die in Luft gegenüber Wasser erhöhte Brechkraft des optischen Systems muß zu einer kürzeren Brennweite und damit zur Verlagerung der Sehschärfezone mit größerem Divergenzwinkel führen.

L. M. HERMAN et al. (1975) haben ophthalmoskopisch festgestellt, daß das Auge des großen Tümmlers, *Tursiops truncatus*, in Luft mit 16–20 Dioptrien beträchtlich kurzsichtig ist. Dort konnte das Versuchstier jedoch zwischen schwarz-weißen Sehproben von 8 mm (Grenzwert) und 0,5–1 mm, in grau verschwimmender Streifenbreite genau so gut unterscheiden wie in Wasser, an das seine Augen angepaßt sind. Die Autoren überbrücken diesen Widerspruch mit der Doppel-Spalt-Hypothese (double-slit). Bei heller Beleuchtung (17 000 bzw. 15 000 lux) schlossen sich die Pupillen so, daß die Mitte kein Licht mehr durchließ, an ihren Rändern aber Öffnungen (slits) von 0,5–1,4 mm Weite blieben. In der Bildebene, 5,2 mm vor der Retina gelegen, vereinigten sich die Strahlen aus beiden Aperturen, divergierten danach aber, und es entstanden zwei, sich teilweise überdeckende Bilder auf der Retina. Allein auf den getrennten Bildteilen konnte das Streifenmuster erscheinen, während es im übrigen verschwommen blieb. Je größer die Entfernung der Sehprobe war (1,0–2,5 m), desto mehr wichen die beiden Bilder auseinander und erleichterten so die Analyse für das Tier. Die hier offensichtlich gemeinten Strahlenbündel verliefen nahe der optischen Achse und trafen vorwiegend auf das Gebiet, wo beim Weißwal und beim Delphin, sehr wahrscheinlich auch bei *Tursiops* die ausgedehnte Papille des Sehnerven liegt. War es optisch möglich, daß 8 mm breite Streifen der Sehprobe, soweit sie die Retina außerhalb der Papille erreichten, dort einigermaßen scharf abgebildet wurden?

Bei der mitgeteilten Entfernung Corneavorderseite-Retina, kann die Brennweite in Luft, die ja bis 5,2 mm vor der Retina reicht, höchstens 14 mm betragen. Weiter sind die beiden „slits“ keine engen Lochblenden, sondern im Verhältnis zu den optischen Maßen des Auges verhältnismäßig weite Aperturen. Anhand einer Skizze und noch deutlicher mit Hilfe einer Konvexlinse läßt sich zeigen, daß ein Streifenmuster, das in der passenden Bildweite scharf erscheint, in der 1,35fachen Entfernung völlig verwischt wird. Die Doppelspalthypothese kann das nicht erklären. Im Gegensatz dazu entsprechen die Beobachtungen und Experimente von HERMAN et al. vollständig den hier berechneten und

abgeleiteten Befunden, wodurch diese eine Bestätigung erfahren. Insbesondere passen „double slits“ gut zu den Divergenzwinkeln.

Vergleichende Betrachtung

Eine Area bzw. Fovea centralis fehlt den meisten Säugetieren. Für viele von ihnen spielen schräg ins Auge fallende Sehstrahlen wie beim Weißwal eine große Rolle. Hasen, Kaninchen und viele andere mit seitlicher Augenstellung sehen bei ihren oft schnellen Bewegungen gut nach vorne. Auch für die gezielte Nahrungsaufnahme ist das erforderlich, da das Riechen hierbei nicht genau genug informiert. Für den Menschen und diejenigen Säugetiere, die wie dieser eine fovea centralis haben, sind Sehstrahlen, die mit der Augennachse divergieren ebenfalls unentbehrlich bei der Einleitung und Steuerung von Fixierbewegungen, besonders gegenüber bewegten Objekten.

Außer dem Weißwal gibt es Säugetiere, die wie dieser in Luft und Wasser sehen können. Der Fischotter erreicht dies durch eine starke Akkommodationsfähigkeit, die durch Druck des kräftigen Irissphincters auf die weiche, dabei aber elastische Linse bewirkt wird (C. HESS 1913). Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Pinnipediern. Dieses völlig andere Prinzip stimmt weitgehend überein mit dem mancher Sauropsiden. Beim Kormoran ist z. B. eine Akkommodationsbreite von 40–50 Dioptrien festgestellt worden. Schließlich ist zu erwähnen, daß die gleiche Sehfähigkeit wie beim Weißwal bei allen näher verwandten Zahnwalen anzutreffen ist.

Zusammenfassung

Die Papille des Sehnervs (blinder Fleck) liegt bei *Delphinapterus leucas* in der optischen Achse, weshalb nur zur Achse divergierende Strahlen zum Sehen beitragen können. Die sehr kurze Brennweite des Auges erreicht auf der optischen Achse die Retina nicht, und zwar ist die Fehldistanz in Luft größer als in Wasser. Da die Bildebenen vor der Retina senkrecht auf der optischen Achse stehen, schneiden sie deren Wölbung in Kreisen scharfen Sehens, wobei die Sehstrahlen in Luft stärker als in Wasser mit der Achse divergieren. Wegen der großen Schärfentiefe sind diese Kreise zu gürtelförmigen Zonen ausgeweitet. Nur „schielend“ kann der Weißwal die Objekte seiner Aufmerksamkeit anvisieren, d. h. die Sehrichtung muß mit der Augennachse divergieren. Diese Ergebnisse stimmen mit der Beobachtung überein, daß der Weißwal in Wasser und Luft gut sehen kann.

Literatur

- GEWALT, W. (1970): Der Weißwal. Neue Brehmbücherei 497, Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.
- HALTENORTH, Th. (1969): Klasse Mammalia, Säugetiere. Handbuch der Biologie Bd. VI/3. Frankfurt: Akad. Verlagsges.
- HERMAN, L. M.; PEACOCK, M. F.; YUNKER, M. P.; MADSEN, C. J. (1975): Bottlenosed dolphin: double-slit pupil yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. *Science* 189, 650–652.
- HESS, C. (1913): Gesichtssinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Winterstein, Bd. 4.
- MARSHALL, P. M. (1983): Vom Leben der Wale. Der Geist in den Wassern, 110–140. Frankfurt/M: Verlag Zweitausendeins.
- MATOSI, F. (1966): Optik. In: Lehrbuch der Experimentalphysik Bd. 3. Hrsg. von Bergmann-Schaefer. Berlin: W. de Gruyter.
- MATTHIESSEN, L. (1886): Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und der Fische. *Arch. ges. Physiol.*
- PILLERI, G. (1964): Zur Morphologie des Auges vom Weißwal *Delphinapterus leucas*. *Hvalrædets Skrifter*. 47, 1–16.
- PÜTTER, A. (1902): Die Augen der Wassersäugetiere. *Zool. Jb. (Anat.)* 17, 99–404.
- ROCHON-DUVIGNAUD, A. Y. F. (1972): L'Œil et la vision. In: *Traité de Zoologie*. Hrsg. von GRASSÉ. Paris: Masson. Vol. XVI/4, 607–699.
- SLIJPER, E. J. (1979): Whales. (Cornell: Cornell Univ. Press.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. WALTER NEUHAUS, Zoologisches Institut und Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13